Bau und Leistung der Blattgelenke von Connarus

von

Adolf Sperlich.

Ausgeführt mit Benützung der von Prof. Heinricher von seiner Studienreise nach Java mitgebrachten Materialien.

(Mit 1 Tafel und 9 Textfiguren.)

(Vorgelegt in der Sitzung am 4. Mai 1911.)

Die Verfolgung mancher interessanter Probleme, die das Studium der Menispermaceen-Blattgelenke ergeben hat und die sich in der bei Gustav Fischer Jena erschienenen ersten Reihe der Untersuchungen an Blattgelenken veröffentlicht finden, muß ich auf einige Zeit zurückstellen. Dank der Munifizenz des k. k. Ministeriums für Kultus und Unterricht, das mir einen einjährigen Urlaub und Geldmittel gewährte, bin ich in der angenehmen Lage, in diesem Studienjahre an fremden Instituten neue Erfahrungen zu sammeln. Während der Drucklegung der genannten Untersuchungen und im verflossenen Sommer beschäftigte ich mich indes mit der Verarbeitung der besonders auffallenden Blattpolster von Connaraceen aus Prof. Heinricher's Javamaterial. Wiewohl in großen Zügen den bekanntesten Polsterbau wiederholend, zeigen die Bewegungsorgane dieser den Leguminosen nahe verwandten Familie[1]

[1] Nach Engler's Syllabus sind die Connaraceen den Leguminosen in der Unterreihe *Rosineae* der *Rosales* vorangestellt, ebenso in v. Wettstein's Handbuch der systematischen Botanik. Warming (Handbuch, übersetzt von M. Möbius) rechnet sie als erste Familie zu den *Therebinthineae* und bemerkt, daß sie das Bindeglied zwischen dieser Ordnung einerseits, Rosifloren und Leguminosen andererseits darstellen. In Solereder's Systematischer Anatomie der Dicotyledonen wird auf manche Ähnlichkeiten im anatomischen Baue der beiden Familien hingewiesen.

doch so bemerkenswerte Eigentümlichkeiten, daß mir deren Veröffentlichung immerhin angezeigt erscheint.

I.

Die unpaarig gefiederten Blätter der Connaraceen, die bei einzelnen Vertretern bedeutende Dimensionen annehmen, sind mit zweierlei Polstern ausgerüstet: an der Basis des Hauptblattstieles bemerkt man eine oft sehr ansehnliche Verdickung und polsterartig ist der ganze Stiel jedes Fiederblattes ausgebildet. Fig. 1 der Tafel zeigt dies an einem in Alkohol konservierten Blatte einer nicht näher bestimmten, großblättrigen Art der Gattung *Connarus* aus dem Buitenzorger Garten.[1] Wie bei einigen Menispermaceen[2] und auch sonst vielfach bei Gelenkpflanzen ist das Basalpolster ausgewachsener Blätter nicht selten sehr kurz und seinem ganzen Baue nach gewissermaßen erstarrt und dient in diesem Zustande mutmaßlich auch hier nicht mehr der Bewegung, sondern bloß der besseren Stützung des Blattes. So fand ich es bei *Connarus diversifolius* Hort.? und bei *C. ellipticus* King. Die starke Krümmung jedoch, die ich an dem konservierten Material beobachten konnte und die in einem Falle zu einer Verlängerung der Konvexseite auf das Dreifache der Konkavseite geführt hatte, zeigt, daß sich auch die kurzen Basalpolster zumal in der Jugend des Blattes an der Orientierung des Organs beteiligen.

Was dem Beobachter äußerlich an den Polstern der Connaraceen — und nach dem mir zur Verfügung stehenden Material zu urteilen, scheint es bei der Gattung *Connarus* allgemein so zu sein — vor allem auffallen muß, sind ungemein zahlreiche Querrunzeln, namentlich an den Fiedergelenken sichtbare tiefe Furchen und hohe Wülste der Rinde, die dem Organ das Aussehen einer durch Wachstum sehr stark verkürzten Pfahlwurzel einer Rosettenpflanze verleihen.

---

[1] Leider sind die Connaraceen des Buitenzorger Gartens nicht durchwegs bestimmt.

[2] Vgl. Sperlich, Untersuchungen an Blattgelenken I., Jena 1910, p. 5 bis 6 und 25.

Bekanntlich hat Schwendener die von ihm und Pfeffer[1] an *Oxalis*-Arten besonders an der Ventralseite der Gelenke beobachteten Querfalten mit den Hautfalten an den menschlichen Fingergelenken verglichen und ziemlich allgemein sieht man darin eine Einrichtung, die es dem Organe ermöglichen soll, bedeutende Krümmungen ohne weitgehende Deformation der Zellen der komprimierten Gelenkshälfte auszuführen. Bei den durch nyktinastische Bewegungen ausgezeichneten zarten Blättern der *Oxalis*-Arten hat diese Erklärung gewiß ihre Richtigkeit, anders steht die Sache aber in unserem Falle. Abgesehen davon, daß, wie wir sehen werden, die Falten der Fiedergelenke bei den Connaraceen nicht imstande sind, bei Krümmungen die Deformation, ja selbst die Tötung peripherer Zellschichten der konkavwerdenden Seite hintanzuhalten, stellen sie in ihrer Zahl, ihrer Verteilung und Ausbildung doch eine viel zu wesentliche Vervollkommnung der bei *Oxalis* durchgeführten Differenzierung der Gelenksrinde dar, um nicht als Einrichtung von vielleicht größerer Bedeutung angesehen zu werden. Es seien die Querfalten jedoch zunächst an der Hand einiger Abbildungen näher beschrieben.

Fig. 4 der Tafel zeigt etwa 1·3 mal vergrößert das Gelenk des Terminalblättchens eines *Connarus*; wir bemerken die ungemein große Zahl der Runzeln und wie enge sie beisammen sind. Schon an dieser Darstellung ist ersichtlich, daß die Falten nicht in geschlossenen Kreisen um das Polster laufen, daß sie

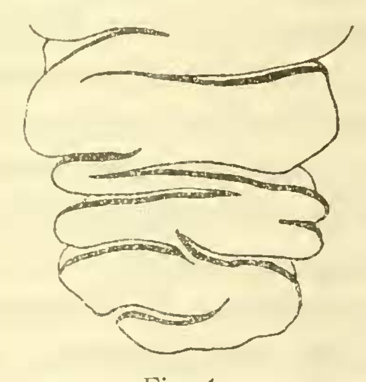


Fig. 1.

Oberflächenstück eines Fiedergelenkes von *Connarus ellipticus*. Vergr. 24.

---

[1] Schwendener, Die Gelenkpolster von *Phaseolus* und *Oxalis*, Sitzungsber. der Berliner Akademie XII, 1898, p. 180—181, Taf. I, Fig. 1—5; lange vorher Pfeffer, Physiologische Untersuchungen 1873, p. 70, Fig. 5 und 6 der Tafel *(Oxalis acetosella)*.

vielmehr an bestimmten Punkten allmählich ausklingen; auch ist ihre Ebene nicht immer genau senkrecht auf die Längsachse des Organs, sondern bildet häufig mit dieser einen stumpfen Winkel. Viel besser ersieht man die geschilderten Verhältnisse aus der umstehenden Fig. 1, die ein Stück Oberfläche eines Fiedergelenkes von *C. ellipticus* bei 24facher Vergrößerung wiedergibt. Vielleicht ließe sich das Organ mit seinen ringsum verlaufenden Wülsten und Furchen am ehesten mit einem fest zusammengedrehten Seile vergleichen, dessen Teilstücke den Wülsten des Gelenkes entsprächen; der Unterschied bestünde dann nur darin, daß bei dem Seile die Furche zwischen den einzelnen gedrehten Teilstücken in einer kontinuierlichen Spirale verläuft, was hier nach dem früheren nicht zutrifft. Von der Tiefe der Falten geben die Fig. 9 und 10 der Tafel ein anschauliches Bild. Fig. 9, ein medianer Längsschnitt durch ein sehr schwach gekrümmtes Fiedergelenk von *C. ellipticus*, zeigt überdies, daß die Vertiefungen auf der Dorsalseite des Polsters im allgemeinen viel ansehnlicher sind als die der Ventralseite; an Fig. 10, einem Längsschnitte durch ein etwas stärker gekrümmtes Fiedergelenk von *C. diversifolius*, sehen wir, daß die Querfalten der Ventralseite bei deren Wachstum fast vollständig verschwinden können.[1]

Was das Zustandekommen der Falten anbelangt, so ist dabei eine aktive Verkürzung zentraler Gewebe nach den Befunden der anatomischen Untersuchung verschieden alter Organe vollkommen ausgeschlossen. Es handelt sich vielmehr wie bei *Oxalis* und *Biophytum*[2] um eine radiale Streckung von peripheren Rindenzellen — in unserem Falle gewöhnlich von 4—5 Schichten — an bestimmten Stellen; nur ist diese Streckung bei den *Connarus*-Arten den tiefen Falten entsprechend eine sehr ansehnliche. Da bei dem radialen Wachstum bestimmter peripherer Zellschichten diese an den sich nicht streckenden Rindenteilen ein festes Hindernis finden, ist es begreiflich, daß die gestreckten Zellenzüge der Wülste in der Nähe der beiderseitigen Furchen bogig verlaufen, wie das Fig. 9 auf p. 374 schematisch darstellt. Dies Verhalten ist auch aus der nebenstehenden Fig. 2 ersichtlich. Die eben herangezogene Figur, die ein Stück Längsschnitt durch ein eben merklich gekrümmtes Fiedergelenk von *C. ellipticus* wiedergibt, zeigt überdies, wie durch das radiale Streckungswachstum der zur Bildung des Wulstes herangezogenen Rindenschichten die

[1] Bei den Schlafbewegungen von *Oxalis* verschwinden die Dorsalfalten und verstärken sich die Falten der komprimierten Unterseite. Vgl. Pfeffer, Physiologische Untersuchungen 1873, Fig. 5 und 6 der Tafel.

[2] Vgl. Haberlandt, Physiologische Pflanzenanatomie, 4. Aufl. 1909, p. 515, Fig. 231.

Zellen, die sich an dem Wachstum nicht beteiligen, am Grunde der Furche zusammengepreßt werden.

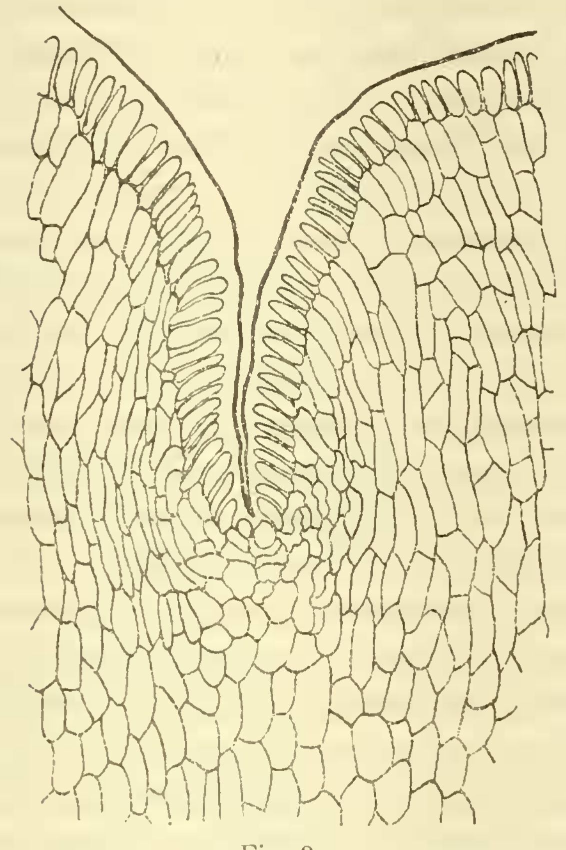


Fig. 2.
Eine Dorsalfalte des Fiedergelenkes von *Connarus ellipticus* im Längsschnitte. Vergr. 172.

Wie ist nun diese gewiß sehr auffallende und in diesem Grade meines Erachtens noch nicht bekannte Ausbildung der Polsterrinde mit der Gesamtorganisation des Connaraceenblattes in Zusammenhang zu bringen? Wie bei allen Polstern vom bekannten Leguminosentypus wird auch hier der Druckkraft, welche die biegende Last der Fieder oder des ganzen Blattes hervorruft, nur durch die Turgorkraft des Rindenparenchyms das Gleichgewicht gehalten; die im Zentrum vereinigten leitenden und festigenden Elemente sind lediglich zugfest.[1] Wie bedeutungsvoll die Turgeszenz der lebenden Rindenzellen für das ruhende Blatt — von den aktiven Bewe-

[1] »Die Pflanze konstruiert ihre beweglichen Organe mittelst zugfester axiler Stränge und druckfester peripherischer Hüllen«, schreibt Schwendener (Das mechanische Prinzip im anatomischen Bau der Monokotylen, Leipzig 1874, p. 84).

gungen desselben jetzt ganz abgesehen — ist, ließ sich an den Basalpolstern des nicht näher bestimmten großblättrigen *Connarus* sehr schön zeigen. Es gelingt niemals, ein totes, in Alkohol konserviertes Blatt an seinem Tragsproß horizontal oder in beliebig schräger Lage zu erhalten; stets biegt sich das basale Polster bei gleichzeitiger Zerreißung der oberseitigen Rindenpartien unter der Last des Blattes; das Zellwandmaterial ist demnach mechanisch ungenügend. Um eine beiläufige Vorstellung von der Größe der Turgorkraft in den Polstern dieser Pflanze, die mir ja leider nur als Leiche zur Verfügung stand, zu gewinnen, berechnete ich aus dem statischen Momente des Blattes und aus dem aktiven Querschnitte — und zwar aus seiner auf Druck beanspruchten unteren Hälfte — den Turgorwert der Rindenzellen, der mindestens notwendig ist, um das Blatt in jeder beliebigen Stellung in Ruhe zu erhalten.[1] Es ergibt sich aus dem Gewichte des mit Wasser durchtränkten und an der Oberfläche getrockneten toten Blattes, das selbstverständlich dem Gewichte des lebenden Blattes nicht entspricht, aber demselben einigermaßen nahekommt, = 25·3 *g* und der Entfernung des Schwerpunktes = 180 *mm* eine Kraft von 4554 *g* für 1 *mm* Hebelarm. Um dieser biegenden Kraft das Gleichgewicht zu halten, bedarf es bei einem wirksamen Rindenquerschnitte von 20·568 mm^2 eines Druckes von 21·4 Atmosphären, was beiläufig einem Turgorwert von 6% KNO_3 entspricht. Weit geringer ist der berechnete Turgorwert für die Rindenzellen eines Fiedergelenkes: aus dem Gewichte eines größeren Teilblattes = 4·35 *g* und der Entfernung des Schwerpunktes = 85 *mm* ergibt sich eine biegende Kraft von 369·75 *g* für 1 *mm* Hebelarm; dieser Kraft hält ein Rindenquerschnitt von 4·117 mm^2 Fläche mit 8·69 Atmosphären das Gleichgewicht; es genügt demnach hier ein Turgorwert von 2·5% KNO_3. Nach den an lebendem Menispermaceenmaterial gewonnenen Erfahrungen[2] ist der in den Zellen

[1] Der diesen Auseinandersetzungen zugrunde liegende Gedanke ist entnommen aus Pfeffer, Druck- und Arbeitsleistung durch wachsende Pflanzen. Abh. der math.-phys. Kl. der kgl. sächsischen Ges. der Wissensch. XX, 1893, p. 388 ff.

[2] Vgl. Sperlich, Untersuchungen an Blattgelenken, I, p. 78—81.

vorhandene Turgorwert bedeutend größer, als es zur Erzielung des Gleichgewichtes notwendig ist, und ich glaube, daß wir nicht fehlgehen, wenn wir uns auch in den Connaraceenpolstern den Turgorwert der Zellen höher vorstellen; die berechneten Zahlen sind eben nur untere Grenzwerte. Auf alle Fälle geht aus dem Vorhergehenden hervor, daß die Gelenke der Connaraceen stark turgeszierende Organe sein müssen, das Basalpolster in ganz hervorragender Weise. Nun stelle man sich einen in der ganzen Peripherie jedes zugfesten Elementes baren, stark turgeszenten Pflanzenteil von ansehnlichem Querschnitte vor: seine Elastizität ist sehr gering, ebenso seine Biegsamkeit und die Gefahr des Brechens beim Auftreten äußerer biegender Kräfte, wie jeder krautige Stengel lehrt, ungemein groß. Es hat demnach die mit Rücksicht auf das Tragvermögen und noch mehr mit Rücksicht auf das aktive Bewegungsvermögen des Polsters unbedingt notwendige starke Turgeszenz und das ebenso notwendige große Volumen der Gelenksrinde infolge der damit verbundenen geringen passiven Beweglichkeit bedenkliche Schattenseiten. Die harmonische Lösung der zwei einander widerstrebenden Forderungen erblicke ich nun in der oben beschriebenen Ausbildung der tiefen Furchen am Polster. Dadurch, daß das notwendigerweise turgeszente und voluminöse Organ Stellen von kleinerem Querschnitte in reichlicher Anzahl besitzt, wird es biegsam; trotz der geringen Elastizität des Baumaterials wird durch dessen Anordnung eine gewisse Elastizität des Gesamtbaues erzielt, ohne die wahrscheinlich eine bedeutende Schädigung des Laubwerkes dieser derbblättrigen Gewächse bei jeder passiven Bewegung unausbleiblich wäre. Ist die Spreite eines Blattes von zarter Beschaffenheit, wie bei der Mehrzahl der schlafenden Pflanzen oder der Stiel sehr leicht biegsam und elastisch, so kann sich das Blatt den Einflüssen der Umgebung durch Ausbiegen von der in Betracht kommenden Kraftrichtung, wie z. B. der Fallrichtung der Regentropfen oder der Strömungsrichtung des Windes entziehen oder doch diese Wirkung herabsetzen. Anders bei den Connaraceen, deren derbe lederartige Spreiten nicht leicht nachgeben und deren Blätter daher nicht selten der vollen Wucht der atmosphärischen Kräfte ausgesetzt wären, wenn

nicht gerade die Gelenke, die in solchen Fällen am meisten der Gefahr des Brechens ausgesetzt sind, den eben beschriebenen Bau aufwiesen und dadurch das erforderliche Ausbiegen ermöglichten. Bei geteilten Blättern führt das Ausweichen der Fiederblätter selbstverständlich sofort zur Entlastung eines etwa vorhandenen, stark turgeszenten Basalgelenkes.

In gewissem Sinne ersetzen die tiefen Querfurchen der Connaraceengelenke die kollenchymatischen, peripher gelagerten Elemente, wie wir sie in reaktionsfähigen Partien der glatten Polster anderer derblaubiger Gelenkpflanzen, wie z. B. bestimmter Menispermaceen, vorfinden. Die gleiche Bedeutung hat jedenfalls auch die ziemlich allgemein selbst bei zarten Blättern vorhandene Verengung an der Ansatzstelle der Fiederblättchen; »Gelenkshals« könnte diese Stelle genannt werden. Auch dieser ist bei Connaraceen weit ansehnlicher; man vergleiche den Gelenkshals bei *h* in Fig. 4 und ebenso in Fig. 9 der Tafel. Es sei in diesem Zusammenhange noch erwähnt, daß die Querrunzeln der Fiedergelenke gerade bei Arten mit sehr derbem Laube wie z. B. *Connarus ellipticus* viel tiefer ausgebildet vorgefunden wurden als bei Arten, deren Teilblätter einen geringeren Grad der Steifheit aufweisen.

Im übrigen läßt sich über das Rindengewebe der Connaraceenpolster nichts Besonderes hervorheben. Da in der Literatur, soweit sie in Solereder's systematischer Anatomie Berücksichtigung gefunden hat, das Vorkommen von Krystalleinkapselungen bei Connaraceen nicht erwähnt ist, möchte ich nebenbei bemerken, daß die meist einzeln in den Rindenzellen vorhandenen Oxalatkrystalle (vgl. Fig. 7, p. 369) regelmäßig in Zellulosekapseln eingeschlossen sind, die besonders in älteren Organen deutliche Verholzung zeigen. In anderen Teilen des Blattes werden die Krystalle nicht eingekapselt.

Im Hauptblattstiel ist bei den von mir untersuchten Arten der Gattung *Connarus* um den Bündelring ein Kreis von Bastsicheln, die durch sklerenchymatische Zellen miteinander in Verbindung stehen (Fig. 5 der Tafel) oder ein fast vollkommen geschlossener Bastring (Fig. 7 der Tafel) entwickelt. Innerhalb der Gelenke werden die genannten Elemente durch einen bald mehr bald weniger geschlossenen Ring von Zellen ersetzt, die

ich etwas näher schildern möchte, weil sie eine ganz eigentümliche Modifikation von Bastzellen darstellen. Daß der Bast in den Blattstielen oder in der Achse bei Pflanzen mit Gelenksknoten im Bereiche der Bewegungsorgane durch Kollenchym ersetzt wird, ist eine bekannte Tatsache; in unserem Falle handelt es sich jedoch keineswegs um ein Kollenchym.

Fig. 2 der Tafel zeigt mit *r* bezeichnet den erwähnten Ring, der an manchen Stellen (*u*) unterbrochen ist, für das Basalpolster des großblättrigen *Connarus*

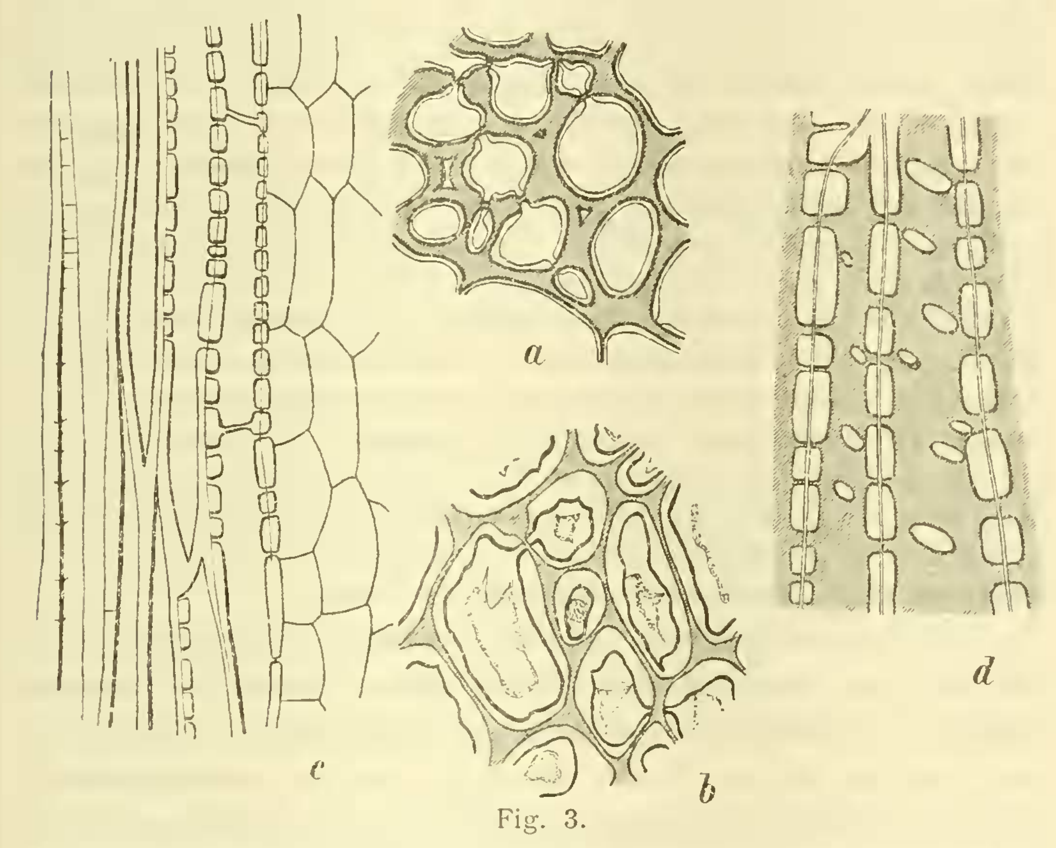


Fig. 3.

Metamorphosierte Bastzellen aus dem Perizykel des Basalpolsters von *Connarus* sp. *a* aus dem Querschnitte in Alkohol; *b* nach Übertragung in Wasser; *c* aus dem Längsschnitte, zeigt den Übergang der Bastfasern des Stieles in die eigentümlichen Elemente des Gelenkes; *d* die metamorphosierten Bastzellen in Längsansicht zur Demonstration der Tüpfel. Vergr. *a* und *b* 333, *c* 250, *d* 667.

im Querschnitte. Es handelt sich um verhältnismäßig weitlumige Zellen mit verdickten Membranen, deren Bau die nebenstehende Textfig. 3*a* genauer veranschaulicht: an die im Alkoholpräparat gelblich und stark lichtbrechend erscheinende und in der Figur grau gehaltene verdickte Wand schließt in jeder Zelle eine sekundäre Verdickungsschichte an; nur diese reagiert auf Chlorzinkjod wie reine Zellulose, alles übrige wird durch das Reagens gelblich gefärbt. Nach Fixierung mit Bleiacetat und Färbung mit Rutheniumrot erscheint die im Alkoholmaterial nicht erkennbare Mittellamelle sehr deutlich. Die Kantenverdickungen und die darin verlaufenden drei- bis viereckigen Interzellularen erinnern an die

entsprechenden Verhältnisse des Kollenchyms. Sehr eigentümlich ist die Tüpfelung, die an der Längsansicht der Zellen in Textfig. 3*d* erkennbar ist. Die elliptischen großen Tüpfel verlaufen schräg wie in typischen Faserzellen und sind sehr zahlreich. Die Zellen laufen jedoch nicht so spitz zu wie bei echten Faserzellen und erscheinen vielfach durch Querwände geteilt. Den Übergang der normalen Bastzellen des Blattstieles in die soeben charakterisierten, topographisch identischen Elemente des Polsters zeigt Textfig. 3c. Das Bemerkenswerteste an diesen Zellen ist aber die ungemein große Quellbarkeit ihrer sekundären, reine Zellulosereaktion aufweisenden Verdickungsschichten. Ich habe in Textfig. 3*b* eine andere Partie des Perizykels nach Übertragung des Präparates in Wasser gezeichnet, um zu zeigen, wie mächtig diese Verdickungslamelle durch Quellung anschwillt. Hierbei wird die Grenze der gelblichen Primärmembran vollkommen unscharf, was ich durch feinere Konturierung der grau gehaltenen Membranteile anzudeuten suchte. Durch Messung stellte ich fest, daß sich die Gesamtstärke der Membran von Lumen zu Lumen bei der Quellung oft mehr als verdoppelt, eine Änderung der Zellform konnte ich jedoch weder im Quer- noch im Längsschnitte und auch an isolierten Stücken des Gewebes niemals konstatieren. Die Quellung erfolgt fast ausschließlich in der Querrichtung. Wie durch Messung an den sehr auffallenden und großen Tüpfeln in der Längsansicht der Zelle leicht konstatiert werden kann, ist in der Längsrichtung die Volumzunahme äußerst gering; bemerkte Änderungen liegen wohl sämtlich innerhalb der Fehlergrenze. Von Interesse ist weiters, daß die bei Behandlung mit Chlorzinkjod gelb erscheinenden Membranteile eine deutliche, wenn auch schwache Holzreaktion geben, geradeso wie die Bastelemente des Stieles, die sich bald mehr bald weniger verholzt erweisen.

Es liegt nach allem in dem beschriebenen Gewebe eine merkwürdige Modifikation des typischen Bastes vor, dessen Vermeidung innerhalb von Bewegungsorganen im allgemeinen sehr verständlich ist.[1] Schwerer ist es jedoch zu entscheiden, ob wir in diesen modifizierten Bastelementen eine für das Organ bedeutungsvolle Einrichtung sehen sollen oder nicht. Zweierlei ist möglich: entweder handelt es sich gleichsam um eine Degeneration eines Gewebes, das sich bei normaler Ausbildung als störend erwiese oder aber wir haben eine Modifikation im Sinne eines Funktionswechsels vor uns; denn besonders festigend wirken die Elemente nicht. Ich habe mehrere Gelenkstücke in gut durchfeuchtetem Zustande teils gezogen teils gebrochen

[1] Ähnliche, doch nicht identische Bildungen beschreibt Preuß als Übergangszellen zwischen dem Bast des Stieles und dem Kollenchym der Bewegungspolster gewisser Typen. (Die Beziehungen zwischen dem anatomischen Bau und der physiologischen Funktion der Blattstiele und Gelenkpolster, Berliner Inauguraldissertation 1885, p. 10 bis 11.)

und dabei stets feststellen können, daß mit Ausnahme der Elemente des zentralen Xylemzylinders alle Gewebeteile des Polsters sehr wenig Widerstand zu leisten vermögen und sehr leicht zerreißen. Mit Rücksicht auf den lebenden Inhalt der Zellen ist eine Regulation des Quellungszustandes ihrer Membranen nicht ausgeschlossen und es wäre ja denkbar, daß die Quellungsenergie des Ringes bei den Wachstumskrümmungen in besonderem Maße mitbeteiligt ist. Rings um das beschriebene eigentümliche Gewebe verläuft eine zwei- bis dreischichtige Stärkescheide, in welcher ich jedoch an den mir vorgelegenen Stadien eine statozystenartige Anordnung der Stärkekörner niemals angetroffen habe. In den Fiedergelenken sind die Elemente des Perizykels selbstverständlich entsprechend kleiner, im übrigen aber von gleicher Beschaffenheit und Anordnung. Bei *Connarus ellipticus* und *diversifolius* fand ich sie nicht zu einem mehr minder geschlossenen Ringe vereinigt, sondern rings um den Zentralkörper zu Inseln gruppiert, die durch parenchymatische Elemente voneinander getrennt sind. Isolierte oder zu kleinen Gruppen vereinigte langgestreckte Faserzellen von lokalmechanischer Bedeutung wurden bei allen untersuchten Arten zerstreut zwischen Perizykel und Holzteil angetroffen. Hier verlaufen auch die für die Achsen der Connaraceen charakteristischen großen Gerbstoffschläuche, die in den Abbildungen als dunkle Flecke erscheinen (vgl. Textfig. 7 auf p. 369 und Fig. 2 der Tafel bei *g*).

In auffallender Weise entspricht der Holzteil in den Connaraceenpolstern der Funktion dieser Blatteile als Organe der Bewegung. Es ist bekannt, daß die Vertreter der Familie meist Kletterpflanzen sind, die teils zu den hochkletternden Lianen, zum größten Teil jedoch zu den Zweigklimmern gehören. Besonders die Arten der Gattung *Connarus* scheinen nach Schimper mehr buschig als lianenartig mit langen Trieben ohne besondere Klettervorrichtung am umliegenden Gehölze ihre Stütze zu finden.[1] In der Tat bemerkt Schenck, daß aus der Familie bisher keine lianenartige Anomalien in der Holzstruktur

---

[1] Schenck, Beiträge zur Biologie und Anatomie der Lianen I. Jena 1892, p. 38 bis 39 und 76.

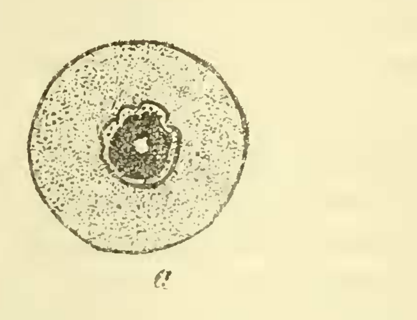
bekannt geworden sind, nur die für Lianen charakteristische Weite der Gefäße wurde bei der Gattung *Rourea* festgestellt.[1] Umsomehr verdient hervorgehoben zu werden, daß sich der Holzteil der Gelenke bei allen untersuchten Formen in einer Weise ausgebildet vorfand, wie er für die Stämme der Lianen charakteristisch ist. Leider lag mir nur von dem nicht näher bestimmten großblättrigen *Connarus* zum Vergleiche ein Stück Achse vor; von den zwei anderen Arten kann ich daher nicht aussagen, ob die mitzuteilende Struktur des Holzteiles im Gelenke eine Besonderheit gerade dieses Organes ist oder aber bloß die Verwendung eines in der Organisation der Achsen der betreffenden Arten gelegenen Konstruktionsprinzipes für die Bewegungsorgane der Blätter darstellt. In beiden Fällen ist die Sache gleichwohl interessant. Für die großblätterige Art kann ich jedoch bestimmt angeben, daß die lianenartige Anomalie ein Spezifikum des Blattpolsters ist, das Achsenholz zeigt mit Ausnahme der großen Gefäße nichts Auffallendes.

Die Anwendung eines Bauplanes, dessen Bedeutung für den seilartig gewundenen Stamm der Lianen schon mehrfach hervorgehoben wurde, im Bewegungspolster der Blätter ist gewiß sehr bemerkenswert und mit Rücksicht auf die Mechanik der Bewegung dieser Organe auch verständlich. Wie später noch näher gezeigt werden soll, führen die Gelenke der Connaraceen ihre Bewegungen größtenteils durch Wachstum aus. Es ist nun mit Rücksicht auf die verhältnismäßig bedeutende Dicke des Zentralzylinders besonders in den Basalpolstern ohne weiters klar, daß sich die Elemente desselben zur Erzielung eines entsprechenden Effektes am Wachstum beteiligen müssen. Die nebenstehende Textfig. 4 *a* gibt ein Bild vom Verhältnis zwischen Zentralstrang und Rinde im Basalpolster des großblättrigen *Cannarus*, Fig. 6 der Tafel zeigt dasselbe für *C. ellipticus*. Die Dicke des Zentralstranges wird besonders augenfällig, wenn man sich die Differenzierung in den bekannten Variationsgelenken vergegenwärtigt (Textfig. 4 *b*). Für das Wachstum des voluminösen Zentralzylinders der Basalpolster bei den Connaraceen muß es nur von Vorteil sein, wenn

---

[1] A. a. O., II., 1893, p. 158.

der Holzteil durch reichliche Entwicklung parenchymatischer Elemente zerklüftet wird. Dadurch kann er den Wachstumsexpansionen gewiß viel leichter gehorchen. Aber selbst in den Fiedergelenken, deren Zentralkörper (vgl. Fig. 3 und 8 der Tafel) im Verhältnis zur Rinde an Ausdehnung stark zurücktritt und in vielen Fällen gewiß nur passiv durch das Wachstum der Rinde gebogen wird, erleichtert die lianenartige Ausbildung des Holzteiles eben diese passive Biegung.



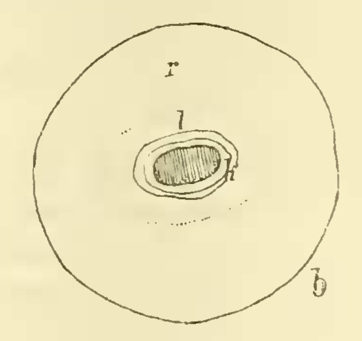


Fig. 4.

Schematische Querschnitte durch Primärpolster: *a) Connarus* sp., *b)* von *Mimosa pudica* zum Vergleiche der relativen Mächtigkeit des zentralen Holzkörpers. Dieser ist in *a)* bis auf die größeren Gefäße und das Zentralmark schwarz gehalten, in *b)* schraffiert. *k* Kollenchymring, ihm entspricht in *a)* der Ring metamorphosierter Bastzellen (schwarze unterbrochene Kontur). *l* Durchlüftungszone des Rindengewebes, fehlt bei *a)*. *r* interstitienarme Rinde. Das Rindengewebe ist in *a)* punktiert; die dunklen Punkte innerhalb des Bastringes entsprechen hier den quergetroffenen Gerbstoffschläuchen. Vergr. *a)* $22\frac{2}{3}$, *b)* $131\frac{1}{3}$. *b)* Nach Schwendener.[1]

Um mir von der Elastizität und Biegsamkeit des Zentralstranges der Fiedergelenke eine Vorstellung zu verschaffen, präparierte ich aus mehreren Polsterstücken den Holzzylinder heraus und war über dessen geringe Elastizität bei Inanspruchnahme auf Biegung und dessen große Biegsamkeit überrascht. Man kann den Zylinder nach seiner physikalischen Beschaffenheit am besten mit einem Bindfaden vergleichen. Wie dieser leistet er jeder biegenden Kraft fast gar keinen Widerstand und läßt sich mit Leichtigkeit ohne zu brechen zu festen Knoten knüpfen. Da mir Basalgelenke nur in geringer Zahl zur Ver-

[1] Die Gelenkpolkter von *Mimosa pudica,* Sitzungsber. der Berliner Akademie, XIV, 1897, Taf. I, Fig. 8.

fügung standen, mußte ich auf eine ähnliche Prüfung ihrer Zentralstränge verzichten; was ich an kürzeren Stücken jedoch beobachten konnte, zeigte mir, daß sich die dickeren Stränge der Primärpolster ähnlich verhalten dürften wie die Zylinder der Fiedergelenke. Treten, wie das sehr häufig der Fall ist, zu den einfachen Krümmungen der Polster noch Torsionen hinzu, dann werden die Zentralstränge vollends wie Lianenachsen in Anspruch genommen.

Es sei nun der Bau des Holzteiles im Polster an der Hand von Abbildungen und im Vergleiche mit dem biegungsfesten Blattstiele in Kürze beschrieben.

Fig. 2 der Tafel stellt den Querschnitt durch den Zentralzylinder im Primärpolster des großblätterigen *Connarus* dar. Jedem Betrachter des Bildes wird wohl sofort die frappante Ähnlichkeit mit dem Querschnitte eines Sprosses von *Aristolochia Sipho* auffallen. Wie bei diesem sehen wir auch hier das mit weitlumigen Gefäßen ausgestattete Holz von breiten Markstrahlen durchzogen. Die Markstrahlen sind zwei- bis dreischichtig und ziehen als kontinuierliche radiale Platten durch den Zylinder. Doch auch die einzelnen Xyleme selbst sind reich an dünnwandigen parenchymatischen Elementen. Nur die in Textfig. 7 auf p. 369 punktiert gezeichneten, bald größeren bald kleineren Inseln des Xylems bestehen aus dickwandigen, wenig verholzten Libriform- und Holzparenchymzellen, alles übrige ist mit dünner Membran ausgestattet. Die Verholzung ist übrigens eine sehr ungleichmäßige und wenig weitgehende. Selbst die Wandungen der getüpfelten Gefäße geben die Holzreaktion oft nur in schwachem Grade. Es bleibe hier nicht unerwähnt, daß Phlorogluzin-Salzsäure nur die Wandungen der größeren Gefäße, nicht aber die Membran der übrigen dickwandigen Elemente rötet, schwefelsaures Anilin hingegen den ganzen Holzteil bis auf die parenchymatischen Zellen gelb färbt. Ebenso erzielt man mit Fuchsin-Pikrinsäure eine für mehrjährige Holzkörper ungewohnte Farbendifferenzierung: die durch das Reagens hervorgerufene Rötung weist nur in den Wänden der größeren Gefäße den bekannten leuchtenden Ton auf, daneben werden verschieden blasse Nuancen sichtbar. Die geschilderten Anomalien fehlen im biegungsfesten Blattstiele, dessen Querschnitt uns Fig. 5 der Tafel veranschaulicht, und ebenso in der Achse vollkommen. Aus der schon herangezogenen Textfig. 7 auf p. 369 wird überdies ersichtlich, daß den Holzkörper im Polster kein kontinuierlicher Kambiumring umgibt. In jedem einzelnen Bündel liegt an der Grenze zwischen Leptom und Hadrom das äußerst kleinzellige, ziemlich unregelmäßige Kambium, das in sehr geringem Maße nach außen Elemente des Siebteiles, nach innen die Bestandteile des Xylems entwickelt. Die Siebröhren des Polsters und Blattstieles sind im Verhältnis zu denen der Achse außerordentlich dünn; diese messen im Durchschnitte 21 bis 24 μ, jene 4 bis 9 μ. Nach meinen Beobachtungen scheinen die peripheren Zellen des Markstrahlenparenchyms zeitlebens meristematische Natur

zu bewahren, so daß ein ausgesprochenes kleinzelliges Kambium für dies Gewebe entbehrlich wird. Der Zentralzylinder des Fiedergelenkes, dessen dorsiventraler Aufbau aus dem Querschnitte in Fig. 3 der Tafel ersehen werden kann, wiederholt im kleinen den eben beschriebenen Bau. Das zentrale Mark steht hier gegen die Rückenseite des Polsters durch eine Parenchymplatte von beiläufig 80 μ Dicke mit dem Rindengewebe in Verbindung.

Nach seinem Aufbaue läßt sich der Zentralzylinder der eben besprochenen Polster unschwer in Gruppe 6 oder 7 der von Schenck aufgestellten Typen des Lianenstammes einreihen, zu Gruppe 3 wären die Zentralstränge in den Polstern von *Connarus ellipticus* und *C. diversifolius* zu zählen.[1] Es handelt sich hier um einen gefurchten oder gelappten Holzkörper, wie das Fig. 6 der Tafel für das Basalpolster von *C. ellipticus* sehr schön zeigt. Die in der Figur ersichtliche dunkle Umrahmung des Holzkörpers ist das kleinzellige Kambium und Phloem. Fig. 8 der Tafel stellt den Querschnitt durch das Fiedergelenk derselben Pflanze dar; hier ist der Holzkörper wesentlich in zwei Teile gespalten, die ihrerseits wieder schwächere Furchen zeigen. Um den bedeutenden Unterschied in der Ausbildung der leitenden Elemente im Polster und im biegungsfesten Blattstiel zu veranschaulichen, habe ich in Fig. 7 der Tafel noch den Querschnitt durch den Blattstiel beigefügt. Wir sehen einen mächtigen, kompakten Holzhohlzylinder, der vom Phloem und überdies von einem fast kontinuierlichen Ringe stark verholzter Faserzellen umgeben ist. Im Zentralmarke sind noch isolierte Bündel bemerkbar. Es sei hier noch beigefügt, daß auch innerhalb der Fiedergelenke kleinere Bündel angetroffen werden, die streckenweise isoliert vom Zentralstrange mitten im Rindengewebe verlaufen.

Wenn wir die geschilderten Verhältnisse der fast vollkommen zentralisierten Leitelemente in den Connaraceenpolstern nochmals überschauen, so sehen wir an ihnen, wie die Ausbildung eines mit Dickenwachstum ausgestatteten Holzkörpers, der gleichzeitig die Fähigkeit bewahren soll, leicht gebogen und gedreht zu werden oder durch Wachstum sich selbst zu biegen und zu drehen, zu einer Konstruktion führt,

---

[1] Vergl. Schenck, a. a. O. II., p. 16 und 17.

die uns aus dem Holze der Lianenstämme in ihren verschiedenen Typen bekannt ist.

Über das Durchlüftungssystem ist Folgendes kurz zu bemerken: Die Polster vom Leguminosentypus sind bekanntlich in der äußeren Rinde fast interstitienlos, um den Zentralstrang herum befindet sich gewöhnlich ein Ring von Rindenzellen mit größeren Interzellularen, welche die Kommunikation der Luftgänge der Achse mit dem Aerenchym des Blattes herstellen. Diesen Bautypus fand ich bei *Connarus ellipticus* und *C. diversifolius.* Ganz anders beim großblättrigen *Cannarus.* Hier sind die Interzellularen im ganzen Rindengewebe äußerst klein und die Durchlüftung findet wesentlich durch die großen Interzellularen statt, welche das kleine, doch im Gegensatze zum toten Marke des Blattstieles lebende Zentralmark (*m* in Fig. 2 der Tafel) besitzt. So sehen wir bei diesem *Connarus* nicht nur das Leitsystem, sondern auch das Durchlüftungssystem zentralisiert. Über die Bedeutung der Interstitienarmut des Rindengewebes ist schon manche Meinung geäußert worden[1]; ich will nur bemerken, daß die fast vollständige Entlastung desselben von jeder Nebenfunktion, wie sie ja auch die Herstellung von größeren Gaskommunikationswegen zwischen Achse und Spreite darstellt, nur zum Vorteil der Hauptfunktion sein kann, als die wir das Freimachen der zur Bewegung führenden Wachstumsenergien ansehen müssen.

Zum Schlusse dieses Abschnittes möchte ich noch auf eine Erscheinung in den Markstrahlen der Polster aufmerksam machen, die mutmaßlich einige Bedeutung für die Mechanik der Gewebedifferenzierung hat, die ich aber leider an meinem Materiale nicht weiter verfolgen konnte. Hierzu wäre vor allem das genaue Studium der Entwicklungsstadien in der Organ- und Gewebedifferenzierung vonnöten. Es handelt sich um

[1] Es sei eine Einrichtung zu besserer Durchleuchtung der Rinde, meint Schwendener (Die Gelenkpolster von *Mimosa pudica*, Sitzungsber. der Berliner Akademie XIV, 1897, p. 228), nach Pantanelli (Studi d'anatomia e fisiologia sui pulvini motori di Robinia pseudacacia e Porlieria hygrometra. Atti d. Soc. d. Nat. e Matem. Modena XXXIII, 1900, p. 204) eine Einrichtung zur Erleichterung des Stoffverkehres zwischen Zellen verschiedenen osmotischen Druckes.

schiefwinklige Anordnung von Zellwänden im genannten Parenchyme. Macht man einen möglichst exakten medianen Längsschnitt durch das kräftige Basalpolster des großblättrigen *Connarus* — an den Fiedergelenken ist die Erscheinung nicht so auffällig —, so sieht man die Zellenzüge der Markstrahlen nur in der mittleren Partie des Organes rechtwinklig zu den langgestreckten Elementen des Zentralstranges; in den basalen und in den apikalen Partien verlaufen sie dagegen

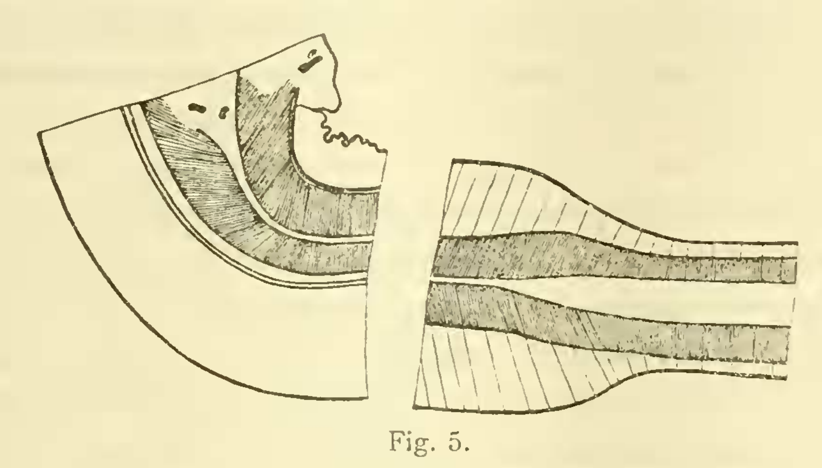


Fig. 5.

Mediane Längsschnitte durch die basale und durch die apikale Partie eines Basalpolsters von *Connarus* sp. Die Schraffen innerhalb der Leitelemente geben die Richtung der Zellenzüge in den Markstrahlen an, in der rechten Hälfte der Figur ist auch die Richtung der Zellenzüge in der Rinde angegeben. Vergr. $3^1/_4$.

schräg, und zwar so, daß die Zellenzüge sowohl in der Basis als auch im Apex des Polsters körperlich Kegelmäntel darstellen, deren Spitze jeweilig gegen die Mitte des Polsters gerichtet ist. Je näher der Mitte, desto flacher werden die Kegel; die Kegelmäntel nähern sich einer Ebene, die in den mittleren Partien des Polsters erreicht ist. In Textfig. 5 habe ich dies Verhalten für Basis und Apex am medianen Längsschnitte schematisch dargestellt. Im apikalen, nicht gekrümmten Teile findet sich ferner angedeutet, daß sich die Richtung der Zellenzüge der Markstrahlen auch in das Rindengewebe fortsetzt und dort mehr minder rechtwinklig auf die Grenzkontur des Organes steht. Vielleicht ist es auch in der Basis vor dem Eintritt der Krümmung ähnlich; darüber kann ich nicht entscheiden. Mutmaßlich hängt dieser auffallende Verlauf der Markstrahlenzüge mit der Zentralisierung der Leitelemente und mit der Vergrößerung des Rindenparenchyms zusammen. Wie gesagt,

dürfte die Verfolgung der einzelnen Entwicklungsstadien des Organes besonders der Entstehung und Differenzierung der Prokambiumstränge klarere Vorstellungen schaffen. Mit Rücksicht auf die ziemlich allgemein bei der Zellteilung orthogonal erfolgende Membranbildung, die zur Aufstellung verschiedener Theorien über die Mechanik des Vorganges Anlaß gegeben hat, ist nun weiters bemerkenswert, daß auch die Querwände in den schrägen Zügen der Markstrahlen zu diesen Zügen durchaus schräg orientiert sind, so daß das ganze aus mehr minder kubischen Zellen bestehende Gewebe in den bezeichneten Partien an beliebigen, exakt median geführten Längsschnitten den Eindruck einer stattgefundenen parallelogrammatischen Verschiebung macht. Da aber nach der Kleinheit der Zellen und der Zartheit ihrer Membranen anzunehmen ist, daß auch nach der Ausbildung des Polsters bei dessen fernerem Dickenwachstum[1] Zellteilungen auftreten: so ist es ziemlich ausgeschlossen, daß das Gewebe mit der Gesamtzahl seiner im erwachsenen Zustande zur Beobachtung gelangenden Zellen eine derartige Verschiebung erfahren hat und ist eher anzunehmen, daß hier tatsächlich plagiogonale Zellteilungen vorliegen.

II.

Was die Bewegungsmechanik anbelangt, so sind die Gelenke der Connaraceen größtenteils Wachstumsgelenke. Mit voller Gewißheit läßt sich das von den Basalpolstern behaupten, wie die folgenden Darlegungen zeigen werden. Auch die Fiedergelenke weisen Verhältnisse auf, die für ein Bewegen durch Wachstum sprechen, doch sind die Momente, die sich aus der anatomischen Untersuchung ergeben, hier nicht so zwingend; durch einen einfachen Entspannungsversuch an lebendem Materiale ließe sich die Sache sofort entscheiden.

An den mächtigen Basalpolstern des großblättrigen *Connarus* fällt auf, daß sich an der Krümmung niemals das Polster in seiner ganzen Länge beteiligt, daß vielmehr in ähnlicher

---

[1] Vergl. das über das Dickenwachstum des Zentralzylinders auf p. 362 und 363 Gesagte.

Weise, wie ich das für die Basalpolster der Menispermaceen geschildert habe [1], nur gewisse Partien, und zwar zunächst die basalen die notwendige Bewegung bewerkstelligen. So zeigte ein stark gekrümmtes Polster einen vollkommen geraden apikalen Abschnitt von 7 *mm*, ein zweites weniger in Anspruch genommenes, einen solchen von 10 *mm*. Das ist umso sonderbarer, als es bei einer derartigen Beschränkung der Aktionszone und dem bedeutenden Querdurchmesser des Organs (7 bis 9 *mm*) notwendigerweise zu starken Kompressionen an der konkav werdenden Seite kommen muß, wenn die Lage des

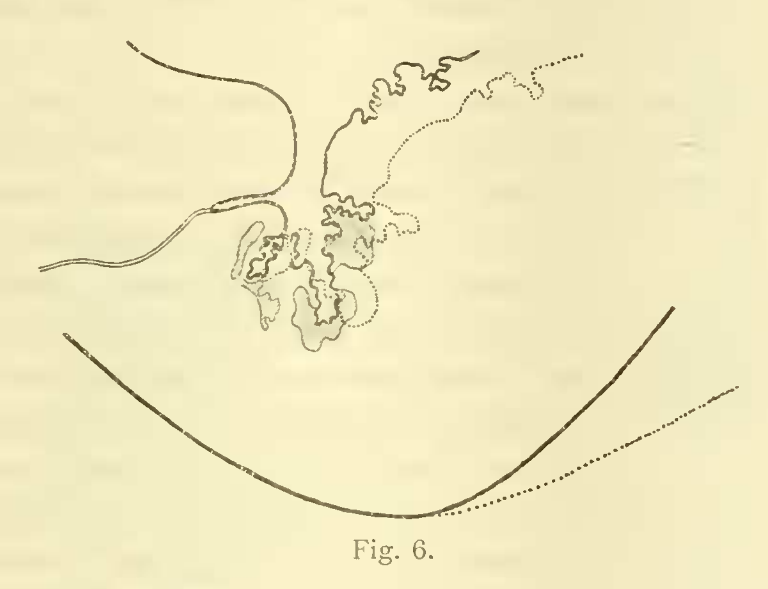


Fig. 6.

Medianer Längsschnitt durch die stark komprimierte Rinde der basalen Region eines Primärgelenkes von *Connarus* sp. Schraffiert Partien abgestorbener Zellen. Die untere Kurve begrenzt das Rindengewebe gegen den Zentralzylinder. Die punktierten Linien geben die Begrenzung des Rindenschnittes nach Übertragung aus Alkohol in Wasser und nach Entfernung der konvexen Hälfte an. Vergr. 27.

Blattes um einen größeren Winkelbetrag verändert werden soll. Hierbei entstehen an der Konkavseite Falten und Fältelungen, wie sie in gleicher Zahl und Tiefe kaum anderweitig an pflanzlichen Organen vorkommen dürften. Durch den Druck der wachsenden Teile werden sogar ganze Zellkomplexe der peripheren komprimierten Rinde getötet. Die Textfig. 6, die den basalen Teil eines medianen Längsschnittes durch ein stark

[1] Sperlich, Untersuchungen an Blattgelenken, I. Reihe, p. 7.

gekrümmtes Primärpolster wiedergibt, soll das Gesagte veranschaulichen; die in der Figur schraffiert gehaltenen Teile bestehen aus abgestorbenen Zellen. Überträgt man Schnitte durch das in Alkohol konservierte Material in Wasser, so ist es infolge der verschiedenen Quellung der komprimierten und expandierten Rindenteile unmöglich, dieselben in eine Ebene zu bekommen; stets wird durch die stärker quellende komprimierte Rinde die Krümmung des Organs etwas ausgeglichen und dadurch der konvexe Rindenteil gewellt. Die punktierte Linie in Fig. 6 zeigt die Dimensionsänderung der zusammengedrückten Rindenteile nach Quellung in Wasser und Entfernung der konvexen Rindenpartie.

Allem Anscheine nach dürften, wie das in den tätigen Basalpolstern der Menispermaceen normalerweise erfolgt, auch in den Basalpolstern von *Connarus* bei erneuter Inanspruchnahme des Organs nicht die schon einmal gekrümmten, sondern die bis dahin noch geraden Teile in Aktion treten. Wie ich für die Menispermaceen feststellen konnte [1], weisen deren Polster dieser eigentümlichen Inanspruchnahme entsprechend Zonen verschiedener Gewebedifferenzierung auf und steht diese mit der Krümmungstätigkeit des Organs im Zusammenhange. Ein solches Verhalten ist an den Polstern der Connaraceen nicht feststellbar. Trotzdem sie anscheinend wie die Gelenke der Menispermaceen jeweilig nur streckenweise für die Bewegung des Blattes ausgenützt werden, so zeigen sie doch in ihrer Gänze eine vollkommen gleichartige Gewebedifferenzierung. Auch Anisotrophien, wie solche in ganz charakteristischer Weise bei den Bewegungsorganen der Menispermaceen [2] zur Beobachtung gelangen, fehlen hier vollständig; nur eine morphologische Dorsiventralität ist selbst bei den im großen und ganzen radiären Basalpolstern am Baue des Zentralzylinders noch feststellbar (vgl. Textfig. 4 *a*).

Mit Rücksicht auf den großen Querschnitt und die verhältnismäßig kurze Aktionszone der Basalpolster ist es vielleicht nicht unangezeigt, das bei deren Krümmung tätige

---

[1] A. a. O., p. 17 ff. und p. 26.

[2] A. a. O., p. 51 ff. und p. 81 bis 82.

Zellenwachstum im einzelnen etwas näher zu betrachten. Es stellt sich dabei heraus, daß nicht alle Teile der sich expandierenden konvex werdenden Rindenhälfte eine Streckung in der Richtung der Tangente des Krümmungsbogens erfahren, sondern daß in eigentümlicher Korrelation zentral gelegene Rindenteile und die Teile der konvexen Hälfte des Zentralzylinders gleichzeitig in der Richtung des Radius gestreckt werden. Textfig. 7 zeigt einen medianen Streifen aus dem Querschnitte durch die Krümmung. Es fällt sofort auf, daß die konvexe (untere) Rindenhälfte doppelt so breit ist als die konkave (obere). Genaue Zählungen ergeben, daß gleichwohl die Zellenzahl in beiden Teilen vollkommen dieselbe ist: das ausgewachsene Basalpolster des großblättrigen *Connarus* hat ringsum eine Rinde von 37 bis 41 Zellschichten. Wie aus der Figur ersehen werden kann, wird die Erweiterung der konvexen Rinde wesentlich durch radiale Streckung der Rindenzellen in den Zonen *a*, *b* und *c* bewerkstelligt. An dieser Streckung nehmen auch die angrenzenden Teile des Zentralzylinders, besonders die im früheren Abschnitte beschriebenen metamorphosierten Bastzellen teil. Sehr deutlich ist dies auch an Fig. 2 der Tafel ersichtlich. Zur Ergänzung der durch den Querschnitt gewonnenen Vorstellung seien zwei gleich breite Stücke der konvexen und der gegenüberliegenden konkaven Rinde im Längsschnitte durch Textfigur 8 *a* und *b* dargestellt. Wir erkennen

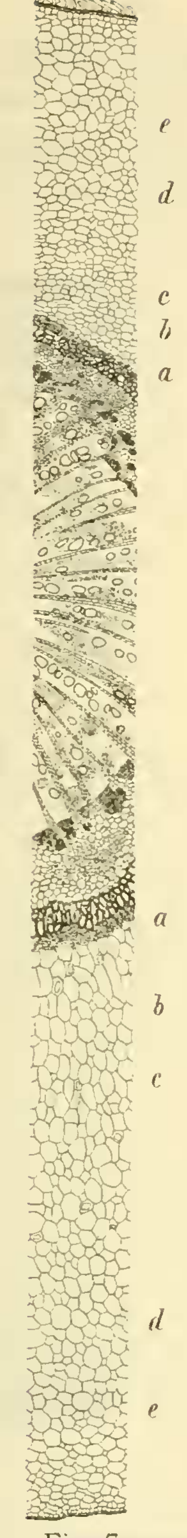


Fig. 7.

Medianer Streifen aus dem Querschnitte durch die gekrümmte Region eines Basalpolsters von *Connarus* sp. Erklärung im Texte. Vergr. 15.

auch aus diesen, daß es sich vorwiegend um eine radiale Streckung der angegebenen Gewebe handelt.

Durch den Vergleich solcher gleich breiter Längsschnittflächen, deren ich mehrere untersucht habe, läßt sich auch

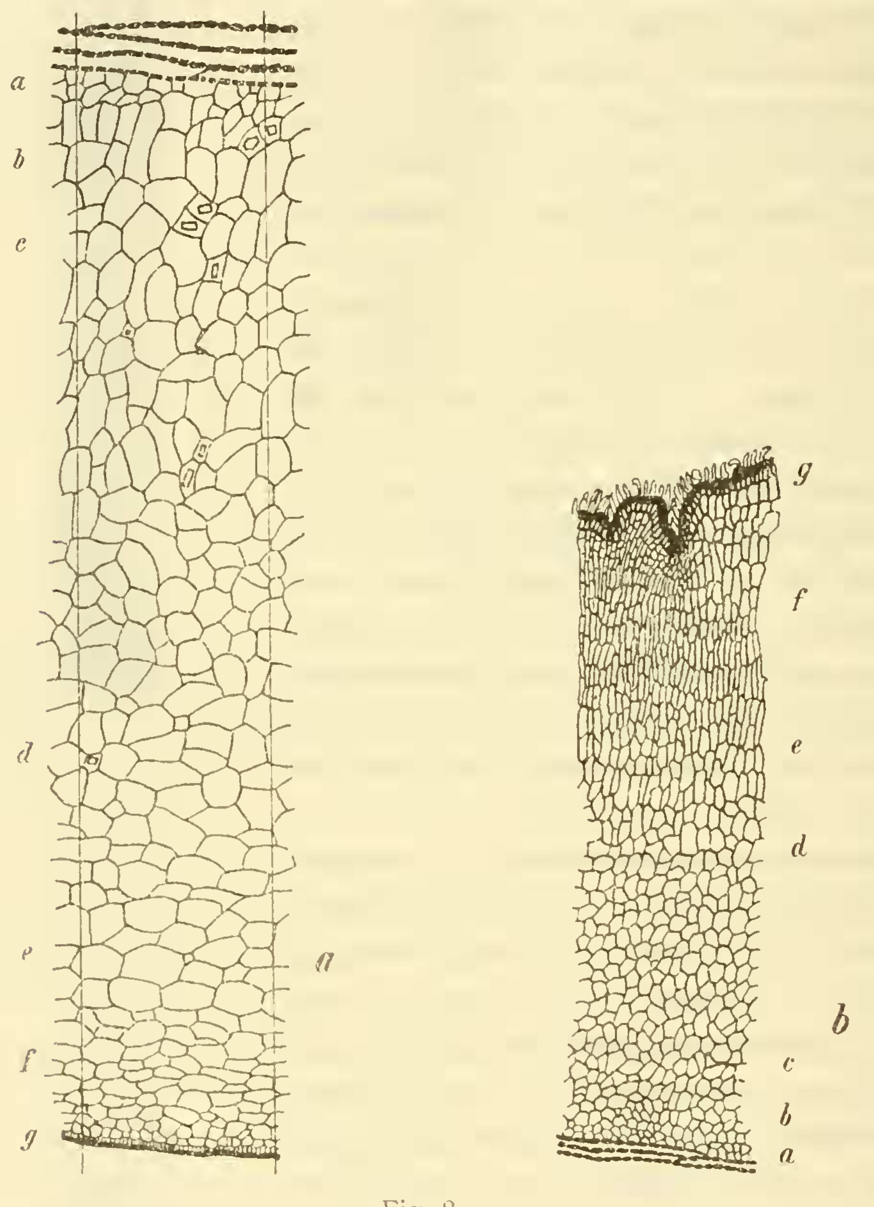


Fig. 8.

Längsschnittstreifen gleicher Breite aus der Rinde eines gekrümmten Basalpolsters von *Connarus* sp. *a)* aus der Konvexseite, *b)* aus der Konkavseite. Erklärung im Texte. Vergr. 35.

unter steter Rücksichtnahme auf den Querschnitt eine annähernd richtige Vorstellung über das zur Erzielung der Krümmung notwendige relative Wachstum der einzelnen

Polsterschichten gewinnen. Es sei dies an den wiedergegebenen Schnitten vorgeführt.

Die an den Zentralzylinder in der konkaven Rindenhälfte angrenzenden Zellen der Zonen *a*, *b*, *c* bis gegen *d* (Fig. 8 *b*) sind, wie ein Vergleich mit der Querschnittsfigur zeigt, vollkommen isodiametrisch und wir können sie, da keinerlei Streckung an ihnen bemerkbar und eine auf bestimmte Zonen der Rinde beschränkte Zellvermehrung nach dem früheren ausgeschlossen ist, als Vergleichseinheit annehmen. Hier und in den angrenzenden Teilen des Zentralzylinders erfolgt kein zu Lagenveränderung des Organs führendes Wachstum. Die Zellenzahl beträgt nun für gleich breite Längsschnitte

	in der konvexen Rinde (Fig. 8 *a*)	in der konkaven Rinde (Fig. 8 *b*)
Zone *a*:	10,	18—20,
Zone *b*:	7,	12—14,
Zone *c*:	6.	14,
Zone *d*:	5—6,	12—13.

Es wird demnach in den bezeichneten Zonen eine gleich lange Strecke im konkaven Rindenteile beiläufig von doppelt so viel Zellen ausgefüllt als im konvexen Rindenteile, oder die Zellen der Konvexseite haben sich in den zentralen Rindenzonen (*a* bis *d*) gegen die Konkavseite in der Richtung der Krümmungstangente auf das Doppelte gestreckt. Schreiten wir von Zone *d* in beiden Schnitten gegen die Peripherie des Organs, so bemerken wir schon bei oberflächlicher Betrachtung eine Änderung des Verhältnisses. In Zone *e* endlich beträgt die Zellenzahl für die konkave Rinde 20 bis 23, für die konvexe 5; die Zellen der konvexen Rinde sind demnach in dieser Zone gegenüber den entsprechenden Zellen der konkaven Rinde mehr als viermal in der Richtung der Tangente gestreckt. Zugleich sehen wir aber aus Textfig. 8 *b*, daß die Zellen in Zone *e* und noch mehr über diese Zone hinaus bei annähernd gleichem Volumen radial gestreckt erscheinen und, wenn wir den Querschnitt (Fig. 7) zum Vergleiche heranziehen, plattenförmige Gestalt erhalten haben. Es liegt somit hier in der Richtung der Tangente eine Wachstumsverkürzung durch eine ähnliche Formveränderung der Zellen vor, wie wir sie von der sich verkürzenden Wurzel her kennen. Das in Zone *e* erhaltene Zahlenverhältnis zwischen den Zellen der Konkav- und der Konvexrinde kommt dem Verhältnis der makroskopisch am Organe gemessenen Längen des konkaven und des konvexen Begrenzungsbogens am nächsten. Es maß der Konvexbogen 21·7 *mm*, der Konkavbogen (selbstverständlich ohne Berücksichtigung der Falten) 6 *mm*; das Verhältnis ist (21·7 : 6) 3·6, also annähernd 4 wie das der tangentalen Zellenstreckung in Zone *e* der konvexen Rinde gegenüber *e* der konkaven Rinde. Da Zone *e* im konvexen Rindenteile nahe der Peripherie liegt und sich ihre ganze Länge nicht viel von der an der Peripherie gemessenen Länge des konvexen Begrenzungsbogens unterscheiden dürfte, so ergibt sich aus den geschilderten Verhältnissen in voller Übereinstimmung mit der aus der Zellen-

gestaltung in Zone *e* gewonnenen Vorstellung, daß die (in der Richtung nach außen) über Zone *e* liegenden Teile der Konkavrinde eine Verkürzung erfahren. Etwas innerhalb Zone *e*, also beiläufig in der Mitte der konkaven Rinde muß die Grenzlinie liegen, von welcher ab die konkave Rinde bei der Krümmung des Organs sich tangential zusammenzieht. Diese Zusammenziehung erfolgt zunächst durch die schon erwähnte Formveränderung der Zellen, gegen Zone *f* tritt dann überdies eine passive Pressung hinzu, die zur Tötung bestimmter Zellkomplexe führt. Das partienweise bis zum Verschwinden der Zellumina zusammengepreßte Gewebe wird notwendigerweise an verschiedenen Stellen radial vorgewölbt, wodurch die tiefen und zahlreichen Falten der Konkavseite entstehen. Es sei nicht unerwähnt, daß der wiedergegebene Streifen aus dem Längsschnitte (Fig. 8 *b*) einer Partie entspricht, die nicht die Kompressionserscheinungen in ihrem Maximum zeigt. Doch auch hier finden sich in Zone *f* 29 bis 31 Zellen gegenüber 7 Zellen der entsprechenden Zone an der Konvexseite und in der subepidermalen Schichte *g* 54 bis 56 Zellen gegenüber 18 Zellen der Konvexseite zusammengepreßt.

Nach dem Vorhergehenden sind die Wachstumserscheinungen in den dicken Basalpolstern von *Connarus* durchaus nicht so einfach, wie man zunächst denken möchte. Es handelt sich, wie wir gesehen, um Längsstreckung der konvex werdenden Teile unter gleichzeitiger Verkürzung und selbst passiver Zusammenpressung der gegenüberliegenden Partien. Dazwischen liegt eine neutrale Zone, die aber, was besonders hervorgehoben werden muß, nicht dem Zentralzylinder entspricht, sondern etwa ein Drittel des Zentralzylinders und nahezu die Hälfte der angrenzenden Rinde umfaßt. Es ist demnach ein großer Teil des Zentralzylinders an den Wachstumsvorgängen, die zur Lagenänderung des Blattes führen, mit beteiligt; sein Bau entspricht, wie im vorhergehenden Kapitel auseinandergesetzt wurde, dieser Tätigkeit vollkommen. Mit der Längsstreckung der sich expandierenden Teile des Zentralzylinders und der Rinde ist weiters eine Querstreckung ihrer Elemente verbunden, die besonders in den zentralen Regionen sehr auffallend ist. Dadurch wird die wirksame Querschnittsfläche für die Leistungen der Turgorkraft bedeutend vergrößert. Wenn man überlegt, wie hoch das statische Moment der großen *Connarus*-Blätter ist[1], und bedenkt, daß der bei der Expansion entwickelte Druck Gewebeteile bis zum Absterben komprimiert,

[1] Vgl. die annähernde Berechnung auf p. 354.

so ist das Vorhandensein einer großen wirksamen Fläche und eines großen Hebelarmes der im Zentrum der Fläche in Angriff gedachten Turgorkraft ganz begreiflich. Experimentell zu prüfen wäre, ob eine Krümmung in entgegengesetzter Richtung — die untersuchten Gelenke waren alle aufwärts gekrümmt — zu gleichen Wachstumserscheinungen führt und ob die radiale Streckung der sich expandierenden Teile von der Schwerkraft an sich oder von der zu hebenden Last irgendwie abhängig ist.

Die Fiedergelenke des großblättrigen *Connarus* zeigten nur sehr geringfügige Krümmungen und Torsionen; die grobe Einstellung des Blattes wird eben vom Primärpolster besorgt. Anders bei *C. diversifolius* und *ellipticus*, deren Basalgelenke, wie im vorhergehenden Abschnitte schon hervorgehoben wurde, nicht lange aktionsfähig bleiben. Bei diesen Arten werden von den Fiedergelenken sehr bedeutende Krümmungen, die vielfach mit Torsionen verbunden sind, ausgeführt. Der Vergleich der Zellengröße und -gestalt an den gegenüberliegenden Rindenteilen spricht auch hier für eine Bewegung durch Wachstum, und zwar ohne Vergrößerung der Zellenzahl. Da sich aber im Zentralzylinder dieser Gelenke, der sich nach Entfernung der Rinde und Quellung in Wasser fast völlig geradestreckt und demnach vorzüglich durch die Expansion der Rinde gebogen erscheint, keine auffälligen Wachstumserscheinungen feststellen lassen, möchte ich von einer endgültigen Aussage über die Bewegungsmechanik hier absehen. Es sei jedoch hervorgehoben, daß sich außer dem schon erwähnten Verhalten der Rindenzellen noch die folgenden Momente für eine durch Zellenwachstum hervorgerufene Bewegung anführen lassen:

Schon im ersten Abschnitte wurde gesagt, daß da und dort Teile des Leitsystems vom Zentralzylinder abzweigen und streckenweise mitten durch das Rindengewebe hinziehen. Derartige Leitbahnen wären einer Variationsmechanik nur hinderlich. Dazu kommen die durch Wundkork verheilenden, oft sehr ansehnlichen Querrisse der Epidermis an der Konvexseite des gekrümmten Gelenkes, die in Fig. 10 der Tafel (*r*) zu sehen sind. Textfig. 9 zeigt ferner eine sehr interessante und in dem vorliegenden Zusammenhange noch nicht bekannte

Erscheinung, die sich ebenfalls nicht mit einer Variationsmechanik vereinen läßt. Es werden nämlich in den stark gekrümmten Fiedergelenken von *Connarus diversifolius* und *ellipticus* sehr oft bei der Expansion der konvex werdenden Rinde nicht nur Partien, sondern die peripheren Schichten der Konkavseite durchwegs durch Druck getötet und die Zellschichten voneinander getrennt, was die Bildung eines längs der ganzen Konkavseite hinziehenden Kambiums (die in der Figur punktierte Zone) veranlaßt. Dieses Kambium produziert reichlich Wundkork, der, wie auf der linken Hälfte der Figur ersichtlich ist, die abgestorbenen ursprünglichen Rindenschichten nach außen drängt. Diese Abhebung der getöteten Schichten ist auch in Fig. 10 der Tafel gut zu sehen.

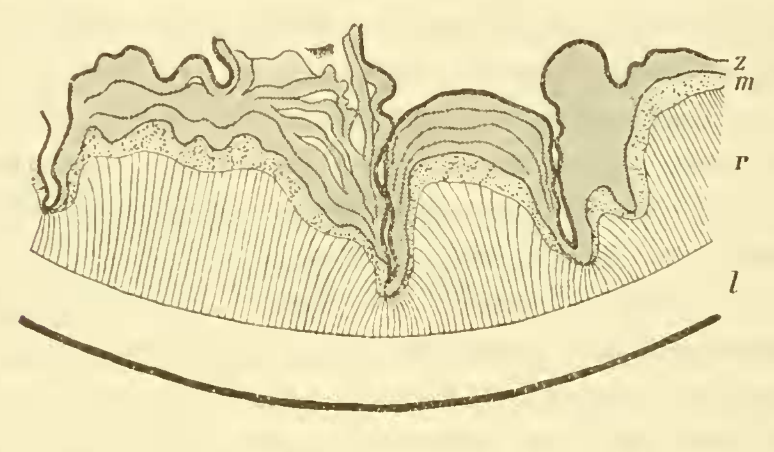


Fig. 9.

Medianer Längsschnitt durch die konkave, komprimierte Rinde eines Fiedergelenkes von *Connarus diversifolius*. *l* Durchlüftungszone des Rindengewebes; *r* interzellularenarme Rinde, die Schraffen geben die Richtung der Zellenzüge an; *m* Wundkorkbildungsgewebe; z durch Kompression getötete und teilweise abgehobene Rindenschichten. Vergr. 32.

Aus dem vorhergehenden läßt sich wohl wenigstens mit größter Wahrscheinlichkeit aussagen, daß auch bei den Fiedergelenken der Connaraceen trotz ihres an Variationsgelenke gemahnenden Baues eine durch Entspannung der Zellen rückführbare Krümmung ausgeschlossen ist und ihre Bewegungen gleichfalls durch Wachstum erfolgen.

Zusammenfassung.

1. Die basalen Polster und Fiedergelenke der zusammengesetzten Blätter von *Connarus* haben entsprechend der nahen Verwandtschaft der Familie mit den Leguminosen den bekannten durch Zentralisierung der Leitelemente charakterisierten Bau. Ihre Bewegungen erfolgen durch Wachstum.[1]

2. Die Oberfläche der Gelenke, besonders der Fiederblattpolster, weist zahlreiche, dicht nebeneinander liegende und rings um das Organ verlaufende Querrunzeln auf. Sie entstehen dadurch, daß sich bestimmte periphere Zellgruppen der Rinde an der allgemeinen radialen Streckung, die zur Volumsvergrößerung des Rindengewebes führt, nicht beteiligen. Die Bedeutung der Einrichtung liegt meines Erachtens darin, daß das Vorhandensein enger Stellen dem turgeszenten voluminösen Organe das Ausbiegen und Ausweichen bei der Einwirkung äußerer Kräfte — wie Wind und Regenfall — erleichtert und es dadurch innerhalb gewisser Grenzen vor dem Zerreißen seiner parenchymatischen Rinde bewahrt, einer Gefahr, welcher die Polster von Blättern mit derben, weniger nachgiebigen Spreiten eher denn andere ausgesetzt sind. Dieselbe Bedeutung hat die auch sonst bei Teilblattpolstern häufige, verengte Stelle, der »Gelenkshals«, beim Übergange des starren Stielteiles in das Gelenk.

3. Die Bastfaserzellen der Gefäßbündelbelege im starren Blattstiel werden innerhalb der Polster von *Connarus* nicht wie allgemein innerhalb der bekannten Bewegungsorgane durch Kollenchym ersetzt, sondern durch eigentümliche, verdickte und teilweise verholzte, mit großen schrägen Tüpfeln versehene, prosenchymatische Elemente, deren sekundäre wie reine Zellulose reagierende Verdickungsschichten sich überaus quellbar erweisen.

4. Der zentrale Holzkörper der *Connarus*-Polster hat lianenartige Struktur. Diese wird bei einem nicht

---

[1] Dies gilt für die basalen Polster mit Bestimmtheit, für die Fiedergelenke mit größter Wahrscheinlichkeit.

näher bestimmten, großblättrigen *Connarus* durch zahlreiche mehrschichtige Markstrahlen und parenchymatische Entwicklung großer Komplexe des Holzteiles, bei *C. ellipticus* und *diversifolius* durch die bekannte Furchung und Spaltung des Holzkörpers erzielt. Die lianenartigen Anomalien des Holzes sind bei dem großblättrigen *Connarus* ausschließlich auf die Bewegungspolster beschränkt, für die anderen untersuchten Arten muß es mangels entsprechenden Achsenmaterials unentschieden bleiben, ob die lianenartige Ausbildung des Holzes innerhalb der Polster die Anwendung des Bauprinzipes der betreffenden Achsen darstellt oder aber, wie im ersten Falle, ein Spezifikum der Blattgelenke ist. In allen Fällen fehlt der lianenartige Bau im Bereiche des starren Blattstieles vollkommen. Durch diesen Bau werden die Zentralzylinder der Polster weitgehend aktiv plastisch, in Fällen aber, wo eine aktive Beteiligung des Zentralkörpers am Wachstum nicht notwendig ist, wird deren passive Biegung erleichtert.

5. Nicht bei allen Arten der Gattung bleibt das Basalpolster im späteren Alter des Blattes aktionsfähig. Aktionsfähige Basalpolster werden bei den Orientierungsbewegungen nur streckenweise zur Krümmung herangezogen. Infolge des großen Querdurchmessers und der relativ kurzen Krümmungszone entstehen an der konkav werdenden Seite des Organs Kompressionsfalten, wie sie in gleicher Zahl und Tiefe kaum anderweitig an Bewegungspolstern vorkommen dürften. Die neutrale Wachstumszone liegt bei den ansehnlichen Krümmungen der basalen Polster nicht im Bereiche des Zentralzylinders, sondern exzentrisch in einer Gewebepartie, welcher die gegen die konkav werdende Seite gelegenen peripheren Elemente des Zentralkörpers und eine angrenzende Partie des Rindengewebes angehören. Die restlichen Teile der konkaven Rinde werden durch Formveränderung ihrer Zellen verkürzt, die peripheren Teile passiv und stellenweise bis zur Tötung der Zellen komprimiert. An der Längsstreckung nimmt der Zentralkörper fast in seiner Gänze und die konvexe Rindenhälfte teil. Mit der Tangentialstreckung ist eine radiale Streckung der gegen die konvexe Seite gelegenen Elemente

des Zentralzylinders und der angrenzenden Rindenzellen verbunden. Eine relative Zellvermehrung findet bei diesen Vorgängen nicht statt.

6. Bei den Krümmungen der Fiedergelenke scheint der Zentralzylinder größtenteil passiv durch die Expansion der konvex werdenden Rinde gebogen. In Fällen weitgehender Krümmung veranlaßt die Kompression der konkaven Rinde die Tötung und Abhebung peripherer Zellschichten und hiermit die Bildung eines oft längs der ganzen Konkavseite hinziehenden Wundkorkmeristems.

Obwohl meine Studien an Blattgelenken auch in morphologischer Hinsicht mit dieser Mitteilung nicht ihren Abschluß gefunden haben, möchte ich doch jetzt schon feststellen, .daß sich nach dem bisher bekannt Gewordenen die **Nutationspolster** der Blattstiele in zwei große Gruppen scheiden lassen, eine Scheidung, die freilich — man kann das nach allgemeiner Erfahrung wohl getrost behaupten — unter Berücksichtigung jedes Einzelfalles nicht streng durchführbar sein wird:

1. Blattpolster, die zur Ausführung ihrer besonderen Leistung im Dienste der Orientierung des Blattes einen entsprechenden, ganz spezifischen und vollendeten Bau — den allgemein bekannten Gelenksbau — ausgebildet haben: **Metaplastien** des Blattstieles.

2. Blattpolster, in welchen zu gleichem Zwecke die normale Gewebedifferenzierung des Blattstieles nicht bis zur Vollendung durchgeführt wird: **Hypoplastien** des Blattstieles.

Zu dieser zweiten Gruppe gehören die von mir näher untersuchten Gelenke der Menispermaceenblätter, die ich rücksichtlich ihres Baues folgendermaßen charakterisiert habe: ein Stück Blattstiel in vergrößertem Maßstabe auf niederer Differenzierungsstufe festgehalten.[1] Mutmaßlich gehört die Mehrzahl der durch Untersuchungen früherer Forscher bekannt gewordenen Polster mit »peripher gelagerten Gefäßbündeln« in diese Gruppe.

---

[1] Sperlich, Untersuchungen an Blattgelenken, I. Reihe (Fischer, Jena, 1910), p. 26.

Erklärung der Tafel.

Fig. 1. Blatt einer großblättrigen *Connarus*-Art mit kräftigem Hauptblattgelenke und polsterartig verdickten Fiederblattstielen (Alkoholpräparat). 1/7 nat. Größe.

Fig. 2. Querschnitt durch den Zentralzylinder eines Basalpolsters dieser *Connarus*-Art aus der gekrümmten Region des Organs. *m* das mit großen Interzellularen versehene Zentralmark (Zentralisierung des Durchlüftungssystems im Gelenke); *r* der Ring metamorphosierter Bastzellen, der bei *u* Unterbrechungen zeigt; *g* quergetroffene, große Gerbstoffschläuche. Die Figur zeigt überdies die an der konvexen Unterseite des Organs stattfindende radiale Streckung der peripheren Elemente des Zentralzylinders und der angrenzenden Rindenzellen. Vergr. 24.

Fig. 3. Querschnitt durch ein Fiederblattgelenk derselben *Connarus*-Art. Vergr. 7·4.

Fig. 4. Gelenk des Terminalblättchens vom Blatte dieses *Connarus* mit den eigentümlichen Querrunzeln. *h* Gelenkshals. Vergr. 1·3.

Fig. 5. Querschnitt durch einen Hauptblattstiel dieses *Connarus*. Vergr. 7·6.

Fig. 6. Querschnitt durch das Basalpolster eines Blattes von *Connarus ellipticus* King. Vergr. 6·8.

Fig. 7. Querschnitt durch einen Hauptblattstiel von *C. ellipticus*. Vergr. 7·2.

Fig. 8. Querschnitt durch ein Fiederblattgelenk von *C. ellipticus*. Vergr. 9·2.

Fig. 9. Basale Hälfte eines Längsschnittes durch ein Fiederblattgelenk von *C. ellipticus*. Zeigt die tiefen Querrunzeln der konkaven (oberen) und die weniger tiefen Runzeln der konvexen (unteren) Seite. *h* Gelenkshals. Vergr. 8.

Fig. 10. Längsschnitt durch ein Fiederblattgelenk von *Connarus diversifolius* Hort?. Zeigt die Abhebung der durch Kompression getöteten Rindenschichten an der Konkavseite. *r* Rindenrisse der Konvexseite. Vergr. 5·3.